Beiträge zur allgemeinen Nerven- und Muskelphysiologie.

(Aus dem deutschen physiologischen Institute zu Prag.)

Sechzehnte Mittheilung.

Über Schwankungen des Nervenstromes in Folge unipolarer Reizung beim Tetanisiren.

Von **Dr. Ewald Hering,**
Professor der Physiologie an der deutschen Universität Prag.

(Vorgelegt in der Sitzung am 13. März 1884.)

In der fünfzehnten Mittheilung habe ich darauf hingewiesen, eine wie wesentliche Rolle die unipolaren Wirkungen spielen, wenn man zum Zwecke der Untersuchung der negativen Schwankung des Nervenstromes die Nerven mit stärkeren Inductionsströmen reizt, welche durch Schliessung oder Öffnung eines primären Kreises erzeugt werden. Da bisher diese Art der Reizung die Regel bildete, so scheint es mir nicht überflüssig, die Bedingungen, unter welchen jene unipolaren Wirkungen auftreten, sowie die Veränderungen des Nervenstromes, welche durch dieselben herbeigeführt werden, etwas näher zu erörtern.

Hat man die Bussolelectroden, wie dies in der Regel geschieht, am unteren Endstücke, die Reizelectroden am oberen Endstücke des Nerven angelegt, so dürfte, wenn der Nerv zwischen den Reiz- und den Bussolelectroden ausgiebig zerquetscht oder unterbunden ist, und die zerquetschte Stelle in hinreichender Entfernung von den Reizelectroden liegt, der Nervenstrom selbst bei stärkster Tetanisirung des Nerven keine Schwankung zeigen, sofern nicht durch unipolare Reizung auch das jenseits der Unterbindung gelegene Nervenstück in Erregung geräth. Dies ist nun aber bei einer gewissen Stärke der Inductionsströme nothwendig

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

der Fall, und es gilt daher festzustellen, welcher Art diese lediglich durch unipolare Reizung entstehenden Schwankungen des Nervenstromes sind. Da man sich gewöhnt hat, von „unipolarer Zuckung“ und „unipolarem Tetanus“ zu sprechen, so will ich die durch unipolare Reizung entstehenden Schwankungen des Nervenstromes als „unipolare Schwankungen“ desselben bezeichnen im Gegensatze zu der „echten negativen Schwankung“, welche lediglich in Folge einer von der direct gereizten Stelle fortgepflanzten Erregung entsteht.

Jede Untersuchung über die negative Schwankung oder über die phasischen Actionsströme des Nerven hat, sofern man eben den Nerven in der genannten Weise reizen will, damit zu beginnen, dass festgestellt wird, bei welcher Stärke der Inductionsströme die Einmischung der unipolaren Wirkungen zu erwarten ist. Um dieselben möglichst auszuschliessen, ist es nothwendig, den Bussolkreis sowohl als den Kreis der secundären Spirale so vollkommen als möglich zu isoliren. Die Versuche, die ich angestellt habe, um die Isolirung meiner Versuchseinrichtung zu controliren, habe ich im Folgenden kurz erörtert. Es befanden sich im Bussolkreise ausser der Bussole selbst noch eine Doppelwippe, die zugleich mit dem Reizkreise in Verbindung stand, ferner ein Stromschlüssel und der Compensator mit Stromwender und Stromschlüssel; im Kreise der im Nebenzimmer befindlichen secundären Spirale ausser der genannten Wippe noch ein Stromschlüssel. Zu Mängeln der Isolirung gibt es bei so verwickelter Versuchseinrichtung Gelegenheit genug, und besondere Controlversuche sind daher nie überflüssig.

Zum Verständniss des Folgenden will ich noch erwähnen, dass ich unter Reizstrecke die zwischen den Reizelectroden, unter Bussolstrecke die zwischen den Bussolelectroden, und unter Zwischenstrecke die zwischen Reiz- und Bussolstrecke gelegene Nervenstrecke verstehe.

Der Magnet der Bussole schwang aperiodisch. Es wurden, wo nicht etwas Anderes ausdrücklich bemerkt ist, nur unpolarisirbare Electroden benützt.

Versuche zur Controle der Isolirung des Bussolkreises und des Kreises der secundären Spirale.

Nachdem Alles wie zu einem Versuche über die negative Schwankung vorgerichtet war, wurde der eine Pol einer Batterie von drei kleinen Grove mit der Wasserleitung, der andere mit der einen Bussolelectrode (b^1) verbunden; die zweite Bussolelectrode (b^2) endete frei, und der Bussolkreis war daher nicht geschlossen. Falls nun auf derjenigen Hälfte der Bussolleitung, welche von der Bussole bis zur frei endenden Bussolelectrode reichte, eine ableitende Stelle war, durch welche Electricität stetig abfliessen konnte, so hätte die Bussole einen Strom anzeigen müssen, da der andere Pol der Batterie zur Erde abgeleitet war. Der Magnet zeigte jedoch keine Spur von Ablenkung. Hierauf wurde die Bussolelectrode b^2 mit dem einen Pole der Batterie verbunden, während der andere Pol wieder zur Erde abgeleitet war und nun die Bussolelectrode b^1 das freie Ende des Bussolkreises bildete. Auch jetzt verhielt sich der Magnet ganz ruhig. Er konnte also auch innerhalb der von der Bussole bis zur Bussolelectrode b^1 reichenden Hälfte des Bussolkreises keine Electricität abfliessen.

Nachdem sich so der Bussolkreis als vollständig isolirt erwiesen hatte, wurde wieder der eine Pol der Batterie mit der einen Bussolelectrode verbunden, während der andere Pol zur Erde abgeleitet war. Die zweite Bussolelectrode aber wurde nunmehr mit der einen Reizelectrode, d. h. also mit dem einen Ende der secundären Spirale verbunden, während die andere Reizelectrode frei endete. Hätte nun an irgend einer Stelle des Kreises der secundären Spirale, kurz gesagt des Reizkreises, Electricität abfliessen können, so hätte dies die zwischen der Batterie und dem Kreise der secundären Spirale eingeschaltete Bussole verrathen müssen. Aber auch jetzt erfolgte keine Ablenkung des Magneten. Da der Bussole bereits die für die Untersuchung der negativen Schwankung nöthige hohe Empfindlichkeit gegeben war, so bot das Ergebniss dieser Controlversuche alle Garantie für völlige Isolirung beider Kreise.

Es blieb jetzt noch die Möglichkeit, dass zwar beide Kreise zusammen vollkommen isolirt waren, dass aber beide untereinander

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

irgendwo leitend verbunden waren. Dies war erstens derart möglich, dass von dem im einen Kreise fliessenden Strome ein Zweigstrom durch den anderen Kreis gehen konnte, in analoger Weise, wie der Strom des Compensators sich in den durch den Nerven geschlossenen Bussolkreis abzweigt. Um dies zu controliren, wurde die Batterie in den Kreis der secundären Spirale eingeschaltet, und zugleich beide Reizelectroden mit einander in Verbindung gebracht, so dass der Reizkreis geschlossen war. Ebenso wurde der Bussolkreis durch gegenseitige Berührung beider Bussolelectroden geschlossen: Öffnung oder Schliessung des Reizkreises änderte nicht im mindesten die Lage des Magneten.

Zweitens war eine leitende Verbindung zwischen Reiz- und Bussolkreis noch in der Weise denkbar, wie sie beispielsweise zwischen Bussolkreis und Compensatorkreis besteht, wenn der Compensator auf den Nullpunkt eingestellt ist. Diesenfalls kann kein Theil des Compensatorstromes in den Bussolkreis abzweigen, weil beide eben nur an einem Punkte in Verbindung stehen.

Bestände nun zwischen Reiz- und Bussolkreis eine solche leitende Verbindung, so würde, da bei unseren Versuchen der Nerv nothwendig eine zweite leitende Verbindung zwischen beiden Kreisen herstellt, immer wieder Gelegenheit zur Abzweigung eines im einen Kreise fliessenden Stromes in den anderen Kreis gegeben sein. Um schliesslich auch dies zu controliren, wurden einerseits die Reizelectroden, anderseits die Bussolelectroden unter sich mit ihren Spitzen in Berührung gebracht, und dann die beiden so geschlossenen Kreise dadurch in leitende Verbindung gesetzt, dass ein, wenige Millimeter langer, mit Kochsalzlösung getränkter Faden die Spitzen des Reizelectrodenpaares mit den Spitzen des Bussolelectrodenpaares verband.

Obwohl nun wieder in den Reizkreis die Batterie eingeschaltet war, erfolgte doch bei Öffnung oder Schliessung desselben keinerlei Ablenkung des Magneten. Ebensowenig ergab sich eine solche, wenn die vier Electroden dem nassen Faden ganz so wie einem Nerven angelegt waren. Anders verhielt es sich, wenn über Reiz- und Bussolelectroden ein Glassturz gestellt wurde, dessen Innenwände theilweise mit feuchtem Fliesspapier belegt waren. Unter solchen Umständen entwickelte sich bald eine Nebenschliessung, der Strom des Reizkreises brach in den Bussol-

kreis ein und lenkte den Magneten ab. Diese Ablenkung nahm rasch zu, verschwand aber überraschend schnell wieder, wenn der Glassturz gelüftet wurde. Der letztere Umstand insbesondere kann zu Täuschungen Veranlassung geben. Denn wenn man z. B. zum Schlusse eines Versuches den Nerven zerquetscht, unterbindet oder durchschneidet und nun noch einen Controlversuch macht, so erhält man zunächst keine Stromschleifen, weil man die feuchte Kammer vorübergehend geöffnet hatte, und der feuchte Beschlag, welcher zuvor Alles bedeckte, Zeit zur Verdunstung hatte. Der Controlversuch beweist unter solchen Umständen gar nichts für die Reinheit der vorausgegangenen Versuche.

Controlversuche über etwaige Wirkungen der Inductionsströme auf die Bussole durch extrapolare Ableitung.

Du Bois-Reymond war, als er zuerst die sogenannten unipolaren Wirkungen der Inductionsströme erörterte, noch der Meinung, dass bei einer vollkommenen Isolirung des Bussolkreises einerseits und des Kreises der secundären Spirale anderseits unipolare Wirkungen nicht wesentlich in Betracht kommen würden; eine solche vollkommene Isolirung sei aber begreiflicherweise nicht leicht zu verwirklichen.

Indessen kann auch die vollkommenste Isolirung beider Kreise keinen Schutz gegen das Abfliessen der Inductionselectricität durch die extrapolare Strecke des Nerven in den Bussolkreis gewähren.

Es ist unausbleiblich, dass neben der Ausgleichung durch die interpolare Strecke zugleich ein Abströmen in den Complex von Leitern stattfindet, welcher den Bussolkreis bildet und welcher — wenn auch im Uebrigen wohl isolirt — durch den Nerven mit dem Kreise der secundären Spirale in leitender Verbindung ist. In der That findet, jedem einzelnen Inductionsschlage entsprechend, eine plötzliche Ladung und Entladung des Bussolkreises statt, und die extrapolare Strecke des Nerven bildet den Weg der hin- und herströmenden Electricitäten. Auf diese durch blosse Ladung bedingten unipolaren Wirkungen, welche auch bei Schliessung des Inductionskreises durch den Nerven und ohne Ableitung zur Erde stattfinden, hat meines

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Wissens zuerst Pflüger[1] besonders aufmerksam gemacht. Später haben Zahn[2] und Schiff[3] darüber Mittheilungen gemacht. Endlich hat Rosenthal[4] neuerdings hieher gehörige Beobachtungen veröffentlicht.

Es kann sich also nur fragen, ob durch die extrapolar fliessende Electricität eine Ablenkung des Magneten der Bussole bewirkt werden kann. Obwohl dies aus theoretischen Gründen und nach den Versuchen du Bois-Reymond's nicht zu erwarten war, so habe ich doch auch meine Versuchseinrichtungen in dieser Beziehung geprüft.

Ein Schlitteninductorium, dessen mit Eisenkernen gefüllte secundäre Spirale 5000 Windungen hat, wurde mit drei Grove'schen Elementen versehen, und die Rollen ganz über einander geschoben. Die Reizelectroden und die Bussolelectroden wurden einem mit Kochsalzlösung (0·6%) getränkten Faden ganz so wie einem Nerven angelegt. Wenn nun auch die Reizelectroden hiebei einen grösseren gegenseitigen Abstand hatten, als jemals beim Nerven der Fall ist, und also die Schliessung des secundären Kreises sehr „unvollkommen" war, so zeigte sich doch keinerlei Wirkung auf die Bussole.

---

[1] Physiologie des Electrotonus S. 128.

Über verstärkte Wirkung unipolarer Induction durch Influenz. Pflüger's Arch. f. Physiologie Bd. I. 1868. Zahn hat darauf hingewiesen, dass die Stärke der unipolaren Wirkungen nicht bloss von dem Leiter abhängt, auf welchen sich die Inductionselectricität extrapolar durch den Nerven hindurch ausbreiten kann, sondern auch von denjenigen Leitern, welche sich nur in der Nähe des ersteren befinden und seine Ladung durch Influenz vergrössern.

[3] Unipolare Zuckungen durch galvanische Ströme. Zeitschr. f. Biologie VIII. Bd. 1872. S. 85. Schiff gibt an, dass nur bei sehr starken Inductionsströmen die durch blosse Ladung bedingten unipolaren Wirkungen am stromprüfenden Froschschenkel auftreten, sofern der Inductionskreis durch den Nerven geschlossen und Alles isolirt ist. Dies ist richtig, sofern eben nur der wohlisolirte Froschschenkel mit dem Nerven zusammenhängt. Wenn aber, wie bei unseren Versuchen, überdies noch die Leiter des ganzen Bussolkreises nebst Compensatorkreis mit der extrapolar abströmenden Electricität zu laden sind, so genügen schon viel schwächere Ströme.

[4] Über unipolare Nervenreizung. Du Bois-Reymond's Archiv für Physiologie. 1881 S. 64.

Hierauf wurde der Neeff'sche Hammer aus dem primären Kreise entfernt und dafür ein Apparat eingeschaltet, welcher die Abblendung der Schliessungs- oder der Öffnungsschläge durch eine Nebenschliessung besorgte. Obwohl nunmehr nur gleichgerichtete Inductionsströme, und zwar 160 in der Secunde, durch den Faden gingen, blieb auch jetzt der Magnet ganz ruhig, gleichviel ob die Öffnungs- oder die Schliessungsströme benützt wurden. Ferner wurde die eine Bussolelectrode vom Faden abgeschoben und mit der Wasserleitung verbunden, so dass die extrapolar fliessende Electricität ihren Weg durch die mit dem Faden in Berührung gebliebene Bussolelectrode und durch den ganzen Bussolkreis hindurch nach der Erde nehmen musste. Auch hierbei zeigte sich keinerlei Ablenkung des Magneten. Dies erklärt sich daraus, dass, während die Inductionsströme in der interpolaren Strecke immer gleichgerichtet waren, doch jedem einzelnen Inductionsschlage entsprechend zwei, einander unmittelbar folgende, entgegengesetzt gerichtete extrapolare Ströme durch den Bussolkreis gingen, die sich in ihrer Wirkung auf die Bussole aufhoben.

Dem entsprechend blieb der Magnet auch dann ruhig, wenn nur die eine Reizelectrode den Faden berührte, die andere aber frei endete, während wieder eine Bussolelectrode den Faden berührte und die andere zur Erde abgeleitet war. Hiebei war also derKreis der secundären Spirale offen, und das eine Ende desselben stand mittels des Fadens und des ganzen Bussolkreises mit der Erde in leitender Verbindung. Wurde bei dieser Anordnung der Faden durch den Nerven eines Froschschenkels ersetzt, so gerieth derselbe schon bei sehr grossem Rollenabstande in heftigen Tetanus durch unipolare Reizung.

Hiebei wurde der Nerv durch unipolare Wechselströme gereizt. Wäre auch das andere Ende der secundären Spirale mit der Erde leitend verbunden worden, so würde der Nerv nur durch stets gleichgerichtete unipolare Ströme gereizt und dann auch der Magnet abgelenkt worden sein; denn der Kreis der secundären Spirale wäre dann durch die Erde geschlossen gewesen. Da nun bei meinen Versuchen, sofern eben die zweite Reizelectrode nicht auch abgeleitet war, keinerlei Wirkung auf die Bussole erfolgte, so liefern diese Versuche zugleich nochmals den

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Beweis für die gute Isolirung des Reizkreises. Ich will dabei bemerken, dass die Versuche allerdings bei herrschendem Ostwinde und desshalb bei ungewöhnlich trockener Luft angestellt wurden, und dass meine Leitungen aus Draht bestehen, der mit einer dicken Schichte von Guttapercha umhüllt ist.

Controlversuche mittels des stromprüfenden Froschschenkels.

Einem noch mit dem Unterschenkel verbundenen N. ischiadicus wurden die Reiz- und Bussolelectroden in ganz derselben Weise wie bei der Untersuchung der negativen Schwankung angelegt.

Die Reizstrecke betrug 5 Mm., die Zwischenstrecke 25 bis 30 Mm., die Bussolstrecke 6 bis 8 Mm. Der Stumpf des Oberschenkelknochens wurde durch eine mit entsprechender Bohrung versehene Paraffinkerze gehalten, so dass der Schenkel selbst möglichst gut isolirt war. Der Schlittenapparat (5000 Windungen der II. Spirale) war mit drei kleinen Grove'schen Elementen versehen. Nachdem die Mitte der Zwischenstrecke wiederholt durchquetscht worden war, wurde gereizt und die secundäre Rolle allmälich angeschoben. Bei 20—15 Cm Rollenabstand begann die unipolare Wirkung und gerieth der Muskel in Tetanus, und zwar auch dann, wenn nur eine Bussolelectrode den Nerven berührte. Wurden jetzt beide Bussolelectroden vom Nerven abgerückt, so blieb der Muskel in Ruhe. So lange beide Reizelectroden dem Nerven anliegen und die Stromstärke nicht übermässig ist, findet also, wie zu erwarten war, die unipolare Reizung des Nerven nicht desshalb statt, weil, wie sonst gewöhnlich bei unipolaren Reizungen, Electricität auf den Muskel überfliesst, sondern weil sich solche durch die Bussolelectroden in den Bussolkreis ergiesst. Hiebei wird sie den Nerven besonders an zwei Stellen reizen können. Erstens dicht unterhalb der durchquetschten Stelle, weil hier die Electricität wie durch einen Querschnitt des Nerven ein- oder austritt, wobei zu bedenken ist, dass in der Nähe eines Querschnittes der Nerv eine gesteigerte Erregbarkeit hat. Eine hier hervorgerufene Erregung wird zur Bussolstrecke ganz ebenso fortgepflanzt werden, wie die an der eigentlichen Reizstrecke erzeugte Erregung, und wird wie diese

eine echte negative Schwankung bedingen müssen. Zweitens wird die sich extrapolar abgleichende Electricität den Nerven in der Nähe der Bussolelectroden, insbesondere der Längsschnittelectrode direct reizen können; denn durch letztere nimmt die Electricität vorwiegend ihren Weg. Hier nun wird die Nervensubstanz ganz direct alterirt, ihr electromotorisches Verhalten geändert und eine Schwankung des Nervenstromes bedingt, die mit der, durch zugeleitete Erregung erzeugten gar nichts zu thun hat.

Ich brauche kaum zu sagen, dass bei einem grösseren Abstande der Reizelectroden von einander die unipolaren Wirkungen bei noch grösserem Rollenabstande begonnen hätten, als hier der Fall war.

Dass, wenn beide Bussolelectroden dem Nerven anliegen, der grösste Theil der extrapolar fliessenden Electricität seinen Weg durch die der Reizstrecke näher gelegene Bussolelectrode nimmt, ist nicht nur von vorneherein zu erwarten, sondern wird auch durch folgenden Versuch erwiesen.

Ein Ischiadicus (*n*), der an beiden Enden an trockene Fäden geknüpft war, wurde mittels wohlisolirter Klemmen horizontal ausgespannt und die Reizelectroden wieder seinem oberen Endstücke angelegt. Die beiden Bussolelectroden aber wurden dem Nerven nicht direct angelegt, sondern dadurch mit den entsprechenden Stellen des unteren Endstückes des Nerven leitend verbunden, dass je ein Nerv eines stromprüfenden Froschschenkels mit seinem centralen Ende auf eine Electrode und so über den Nerven *n* hinübergelegt wurde, dass er denselben berührte und rechtwinkelig kreuzte, und also sein Endstück eine leitende Brücke zwischen der bezüglichen Bussolelectrode und dem Nerven *n* bildete. Die Oberschenkelknochen der beiden, einem und demselben Frosche entnommenen Präparate wurden von einer Paraffinkerze getragen. Die extrapolar fliessende Electricität konnte also aus dem Nerven *n* zu den beiden Bussolelectroden nur durch ein, je 5 Mm. langes Stück der beiden noch mit ihrem Unterschenkel in Verbindung stehenden Nerven gelangen. Nunmehr wurde der Nerv *n* tetanisirt und die secundäre Rolle langsam der primären genähert. Es verfiel dabei zuerst derjenige Schenkel in Tetanus, dessen Nerv der Reizstrecke näher lag,

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

und erst bei wesentlich stärkerer Annäherung der beiden Rollen auch der andere Schenkel. Da dies seinen Grund auch in einer verschiedenen Erregbarkeit beider Präparate oder in sonst welcher Zufälligkeit haben konnte, so liess ich die beiden Präparate wiederholt ihre Plätze wechseln; der Erfolg blieb immer derselbe.

Wurde bei einer Reizgrösse, welche eben erst das der Reizstrecke nähere (centrale) Präparat in Tetanus brachte, der Nerv desselben vom Nerven *n* abgehoben, so verfiel nun das andere (periphere) Präparat in Tetanus, weil sein Nerv jetzt die alleinige Brücke zwischen dem Bussolkreise und dem Nerven *n* bildete. Wurde dagegen bei der eben erwähnten Reizgrösse und schwachem Tetanus des centralen Präparates der Nerv des peripheren vom Nerven *n* abgehoben, so verstärkte sich der Tetanus des centralen Präparates bedeutend. Wurde endlich der Reiz wieder so weit vergrössert, dass beide Präparate zugleich reagirten, und zwar das centrale mit heftigem, das periphere nur erst mit schwachem Tetanus, so verstärkte sich der letztere gewaltig, wenn der Nerv des centralen Präparates vom Nerven *n* abgehoben wurde.

Nachdem durch diese und mehrfache analoge Versuche hinreichend festgestellt war, in welcher Weise die unipolaren Wirkungen bei den gegebenen Versuchsbedingungen zu Stande kamen, blieb nur noch übrig, dieselben bei jenen geringen Stromstärken zu untersuchen, welche bei den Versuchen über die negative Schwankung zur Anwendung kommen sollten. Der genannte Schlittenapparat wurde deshalb nur mit einem Daniell'schen Elemente versehen. Dem Nerven wurde der in erwähnter Weise wohl isolirte Unterschenkel gelassen, die beiden Bussolelectroden mit 5 Mm. Distanz in der Nähe des Muskels, die Reizelectroden mit ebenfalls 5 Mm. Distanz nahe dem centralen Ende des Nerven angelegt. Die Zwischenstrecke betrug 30 Mm. Bei einem Rollenabstande von 38 Cm. zeigte sich zuerst Tetanus. Nachdem hierauf der Nerv in der Mitte der Zwischenstrecke wiederholt durchquetscht worden war, musste der Rollenabstand auf 15 Ctm. gemindert werden, damit wieder Tetanus, und zwar infolge unipolarer Reizung eintrat. Entfernung der Bussolelectroden beseitigte diesen Tetanus sofort wieder. Wurde jedoch bei anliegenden Bussolelectroden eine Reizelectrode vom Nerven entfernt, so verstärkte sich der schwache Tetanus gewaltig.

Hierauf wurde der Nerv an der dem Muskel näheren Bussolelectrode durchschnitten und sein Querschnitt auf die genannte Bussolelectrode gelegt, der Nervenstrom compensirt und wieder bei demselben Rollenabstande gereizt; es zeigte sich noch keine unipolare Schwankung. Erst bei einem Rollenabstande von 13 Ctm. erfolgte eine deutliche Schwankung um 1·5 $^{sc.}$, bei 12 Ctm. eine solche von 4·5$^{sc.}$ u. s. w. in Folge unipolarer Reizung.

In ähnlicher Weise verhielten sich die übrigen Präparate, an denen solche Versuche angestellt wurden. Bei einem Rollenabstande über 15 Ctm. sah ich jedoch unter den genannten Bedingungen auch in der feuchten Kammer nie unipolaren Tetanus. Ebenso erfolgte die unipolare Zuckung des Muskels immer schon bei einem Rollenabstande, bei welchem wenige Minuten später, nach Entfernung des Muskels, eine unipolare Schwankung des Nervenstromes noch nicht bemerklich war. Zur Herbeiführung derselben aber genügte stets eine Minderung des Rollenabstandes um einige Centimeter. Ein noch empfindlicheres Galvanometer würde selbstverständlich auch die unipolare Schwankung noch früher angezeigt haben.

Ich habe bei den Versuchen über positive Nachschwankung einen Rollenabstand von 20 Ctm. bei Anwendung eines Daniell im primären Kreise als die Grenze angesehen, bis zu welcher ich die Inductionsströme verstärken durfte, wenn eine Beimischung unipolarer Wirkungen unbedingt ausgeschlossen sein sollte.

Wenn ich etwas kleinere Rollenabstände benützte, habe ich stets noch besondere Controlversuche angestellt.

Bedenkt man, wie vollkommen die von mir benutzten Apparate isolirt waren, so ergibt sich, in wie enge Grenzen jene Stromstärken eingeschlossen sind, welche man bei Untersuchung der negativen Schwankung benützen darf, wenn man ganz sicher sein will, dass diese Schwankung nur durch die von entfernter Stelle des Nerven zugeleitete Erregung und nicht zugleich durch directe unipolare Reizung der abgeleiteten Nervenstrecke erzeugt ist.

Allerdings würde sich die Gefahr der unipolaren Wirkungen etwas mindern lassen, wenn die Leitungen des Bussolkreises möglichst kurz gemacht und der Compensator ausgeschaltet würde, während meine Leitung aus verschiedenen Gründen ziemlich

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

lang sein musste und überdies aus verhältnissmässig dickem Drahte bestand.

Anderseits ist zu bedenken, dass bei anderen Versuchseinrichtungen auch wieder andere, die unipolaren Wirkungen begünstigende Umstände eintreten können. Ich erinnere nur an die Möglichkeit einer Verstärkung jener Wirkungen durch Influenz, an die Benützung der grossen Zinktrog-Elektroden du Bois-Reymond's, an die Anwendung starker Ströme im primären Kreise, insbesondere aber daran, wie leicht, wenn nicht mit grösster Vorsicht vorgegangen wird, die unipolaren Wirkungen durch unvollkommene Isolirung des Bussol- oder des Reizkreises enorm begünstigt sein können. Ich werde desshalb wohl nicht fehlgehen, wenn ich annehme, dass bei vielen der bis jetzt vorliegenden Untersuchungen über die negative Schwankung sich unipolare Wirkungen mit eingemischt haben. Hätte man die hier drohende Gefahr näher erwogen, so hätte man sie wohl besonders betont.

Es genügt auch nicht, am Schlusse einer Versuchsreihe, nachdem der Nerv schon lange und vielleicht mit starken Strömen gereizt war, ihn noch zu zerquetschen, abzubinden oder zu durchschneiden und noch einen Controlversuch zu machen. Der frische Nerv hätte vielleicht unter ganz denselben Bedingungen starke unipolare Wirkung verrathen, unter denen insbesondere der local erschöpfte nichts mehr zeigte. Man muss vielmehr schon im voraus genau wissen, inwieweit man unipolare Wirkungen zu erwarten hat oder nicht.

Da die Gefahr der unipolaren Nebenwirkungen um so grösser ist, je unvollkommener die Schliessung des secundären Kreises, so wächst sie mit dem Abstande der Reizelektroden von einander. Wenn ich gleichwohl meist einen Abstand von 5 Mm. wählte, so geschah es, weil ich fast immer unpolarisirbare Elektroden benützt habe und es schwer ist, denselben bei verschiedenen Versuchen immer denselben Abstand zu geben, wenn derselbe zu klein genommen wird. Die unpolarisirbaren Elektroden aber sind auch desshalb vorzuziehen, weil sie immer feucht bleiben, während metallische, wenn der Nerv auf seiner Oberfläche nur einigermassen trocken wird, die Gefahr der unipolaren Wirkungen ausserordentlich steigern. Gilt es, möglichst starke Inductions-

ströme zu benützen, so habe ich auch die Reizstrecke noch viel kleiner gemacht als 5 Mm.

Legt man die Reizelektroden am Plexus an, so hat man wegen der grösseren Dicke des Nerven den Vortheil einer vollkommneren Schliessung des Inductionskreises, freilich auf Kosten der Stromdichte. Auch erhält man, sofern der obere Querschnitt des Nerven noch nicht zu alt ist, durch Reizung in seiner Nähe wesentlich stärkere Erregung, als bei Reizung anderer Stellen des Nerven. Ich habe desshalb fast immer die Reizelektroden im oberen Theile des Plexus angelegt und meist auch mittels eines Stromwenders die für die Erregung günstigere Richtung der Öffnungsinductionsströme festgestellt.[1] Sehr zweckmässig ist es, statt eines Nerven mehrere zugleich zu benützen, wie dies aus anderen Gründen Bernstein und Hermann gethan haben, nämlich um einen stärkeren Nervenstrom und grössere Ablenkungen des Magneten bei der Schwankung des Nervenstromes zu erzielen. Bernstein[2] nahm zwei, Hermann vier bis sechs Nerven zugleich. Bernstein benützte sehr starke Ströme im primären Kreise, nämlich 6 bis 8 kleine Grove, wobei er allerdings bisweilen, um den Verlauf der beiden Inductionsströme annähernd gleich zu machen, zur primären Spirale eine dauernde Nebenschliessung einschaltete, welche durch zwei in Lösung von Kupfervitriol getauchte Kupferplatten hergestellt wurde. Doch machte er von dieser Nebenschliessung, wie es scheint, nur Gebrauch, wenn die Zwischenstrecke klein war, weil er dann elektrotonische Veränderungen des Nervenstromes fürchtete. So starke primäre Ströme wählte er, weil die Schliessung derselben durch das Rheotom eine ausserordentlich kurzdauernde war und nach seiner Schätzung weniger als $^1/_{20000}$″ betrug, „so dass der primäre Strom in Folge der Induction bei Weitem nicht seine constante Höhe erreichte.“ Um den Verlauf der Inductionsströme nicht zu verzögern, entfernte er auch die Eisenkerne aus der primären Spirale.

---

[1] Vergl. hierüber die IX. Mittheilung. Sitzungsber. LXXXV. III. Abth. 1882, S. 260.

[2] Untersuchungen über den Erregungsvorgang im Nerven- und Muskelsystem 1871.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Es scheint mir aber, dass Bernstein die Stärke der von ihm benutzten Inductionsströme unterschätzt hat. Unser Institut ist seit längerer Zeit im Besitze eines Bernstein'schen Rheotoms vom Mechanicus Zimmermann in Heidelberg. Ich habe mit diesem Apparate bei gleicher Drehungsgeschwindigkeit desselben, wie sie Bernstein benützte, nämlich 9 bis 10 Umdrehungen in der Secunde, wobei die Schliessung des primären Stromes ebenfalls durch die über einen Platindraht gleitende Spitze bewirkt wurde, Versuche über die Reizkraft der so erzeugten Inductionsströme gemacht. Aus der primären Rolle eines Schlittenapparates wurden ebenfalls die Eisenkerne entfernt, die secundäre hatte nur 4000 Windungen, statt des Neeff'schen Hammers wurde das Rheotom eingeschaltet, als Elektroden dienten Platindrähte. Es wurden beide Nerven zugleich benutzt, doch war der eine noch mit dem Unterschenkel in Zusammenhang. Bei Anwendung nur eines Daniell und einem Rollenabstande von circa 20 Cm. gab der Schenkel bereits heftige rhythmische Zuckungen. Hierauf wurden dem Nervenpaare nahe dem unteren Ende die Bussolelektroden mit einem gegenseitigen Abstande von 5 Mm. angelegt; die Reizstrecke betrug nur 1·5 Mm., die Zwischenstrecke 26 Mm. Als hierauf in der Mitte der letzteren der Nerv mehrmals gründlich zerquetscht worden war, zuckte der Schenkel bei einem Rollenabstande von circa 5 Ctm. bereits heftig, infolge unipolarer Reizung, obwohl derselbe, da der Knochen in einer Paraffinkerze steckte, sehr gut isolirt war, und eine extrapolare Abgleichung der Elektricität wesentlich nur durch die Bussolelektroden hiedurch möglich war. Ich kann freilich nicht wissen, inwieweit die von mir benützte Inductionsvorrichtung sich von derjenigen unterschied, welche Bernstein gebrauchte. Doch habe ich absichtlich von den du Bois'schen Schlittenapparaten den schwächst wirkenden gewählt. Auch habe ich, um für die unipolaren Wirkungen möglichst ungünstige Bedingungen herzustellen, den Reizelektroden einen Abstand von nur 1·5 Mm. gegeben. Endlich waren die zu diesen Versuchen benützten Frösche keineswegs besonders erregbar. Bedenke ich nun, dass Bernstein mit 6 bis 8 Grove im primären Kreise und offenbar mit übereinander geschobenen Rollen arbeitete, so scheint mir die Einmischung unipolarer Wirkungen bei seinen Versuchen nicht ausgeschlossen. Ob sie

eventuell stark genug waren, um in einzelnen Fällen die wesentlichen Ergebnisse des Versuches zu alteriren, lässt sich nachträglich schwer entscheiden. Bei drei Versuchen Bernstein's ist übrigens zum Schlusse der Nerv auf der Zwischenstrecke durchschnitten worden und darauf die negative Schwankung ausgeblieben.

Bernstein bedurfte sehr starker Ströme, weil er den Nerven höchstens zehnmal in der Secunde reizte. Bei einer so geringen Reizfrequenz und entsprechend seltenem Bussolschlusse muss die Ablenkung des Magneten selbst bei maximaler Erregung sehr klein bleiben, auch wenn der Bussolschluss im günstigsten Momente erfolgt. Hermann hat desshalb bereits die Zahl der Umdrehungen auf neunzehn in der Secunde erhöht.[1] Er hat überdies 4 bis 6 Nerven zugleich benützt. Die Reizstrecke betrug bei seinen neuesten Versuchen über die negative Schwankung[2] 5 bis $7^1/_2$ Mm.; die Zwischenstrecke $7^1/_2$ bis 25 Mm.; im primären Kreise befanden sich drei Grove, der Rollenabstand war 10 oder 20 Ctm., als Reizelektroden dienten Zinkdrähte. Ich selbst habe, wenn ich sechs Nerven zugleich benützte, die Zinkdrähte am Plexus mit 5 Mm. Distanz anlegte und in den primären Kreis des früher erwähnten Schlittenapparates (Eisenkerne, secundäre Spirale mit 5000 Windungen) drei kleine Grove einschaltete, erst bei einem Rollenabstande von 7 Ctm. erhebliche, bei übereinander geschobenen Rollen aber allerdings schon gewaltige unipolare Schwankung des Nervenstromes gesehen. Hiernach scheint mir bei den angeführten Versuchen Hermann's die Einmischung unipolarer Wirkung so gut wie ausgeschlossen.

Controlversuche zur Bestimmung der Stromstärke, bei welcher die unipolare Schwankung beginnt.

Vor Beginn der Versuche über die echte negative Schwankung ist nothwendig festzustellen, bei welchem Rollenabstande der Eintritt unipolarer Schwankung zu erwarten ist. Man thut daher gut, sobald Alles zur Untersuchung hergerichtet ist, zunächst einige

---

[1] Unters. über die Actionsströme des Nerven II. Pflüger's Arch. f. Physiol. Bd. XXIV. 1881 S. 246.

[2] l. c. S. 253, 255 und 257.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Nerven den Controlversuchen zu opfern, die ich noch etwas näher beschreiben will.

Nachdem sämmtliche Elektroden dem Nerven angelegt sind, wird derselbe in der Mitte der Zwischenstrecke mehrmals zerquetscht oder aber unterbunden. Mit einmaliger Quetschung darf man sich nie begnügen; ist der Nerv sehr erregbar, so ist die Unterbindung vorzuziehen.[1]

Die gequetschte oder unterbundene Stelle darf weder der Bussol- noch der Reizstrecke zu nahe sein. Ersternfalls würde der abgeleitete Nervenstrom zu beträchtlich durch den neuen Querschnitt vermindert, welchen die Quetschung erzeugt hat; zweitenfalls können Stromschleifen der Reizströme sich über die gequetschte Stelle hinaus erstrecken. Dies kann eine unipolare Reizung um so leichter vertäuschen, weil der Nerv, besonders unmittelbar nach der Quetschung oder Unterbindung, in nächster Nähe der verletzten Stelle sehr empfindlich ist.

Nachdem hierauf der Nervenstrom compensirt worden ist, wird der Nerv mit sehr schwachen Strömen tetanisirt und die secundäre Rolle langsam der primären soweit genähert, bis die Ablenkung des Magneten beginnt. Hierauf wird mittels eines Stromwenders die Richtung des primären Stromes gewechselt und der Versuch wiederholt, wobei sich meist herausstellt, dass die Wirkung bei einem kleineren oder grösseren Rollenabstande beginnt, als beim ersten Versuche. Auf diese Weise ergab sich mir, dass bei Anwendung eines Daniell und des erwähnten Schlittenapparates (5000 Windungen, Eisenkerne) die unipolare Schwankung auch in der feuchten Kammer nicht eher, als bei einem Rollenabstande von 13 Ctm., meist erst bei noch kleinerem Rollenabstande begann, falls der Abstand der Reizelektroden 5 Mm. nicht überstieg.

Die Länge der Zwischenstrecke und der Bussolstrecke ist hierbei minder wesentlich.

---

[1] An sehr empfindlichen Nervmuskelpräparaten tritt zuweilen bei Tetanisirung des Nerven auch dann noch Tetanus des Muskels ein, wenn der Nerv zwischen der gereizten Stelle und dem Muskel zerquetscht wurde, und unipolare Wirkungen streng ausgeschlossen sind.

Über den Verlauf der unipolaren Schwankungen.

Die unipolare Schwankung verlief, wenn ich nach Compensation des Nervenstromes mit den schwächsten, eben noch unipolar wirkenden Strömen etwa 15″ hindurch reizte, in den meisten Fällen anfangs ganz analog der echten negativen Schwankung, und ebenso wie dieser folgte auch jener eine positive Nachschwankung, wie ich sie in der XV. Mittheilung beschrieben habe. Bisweilen jedoch zeigte sich als erste Änderung des Nervenstromes in Folge der unipolaren Reizung lediglich eine schwache positive Schwankung nach Schluss der Reizung, während die letztere selbst von keinerlei Änderung des Nervenstromes begleitet war. In anderen Fällen trat zwar sofort negative Schwankung auf, die aber nach wenigen Secunden noch während der Reizung wieder abnahm oder ganz verschwand, was ich bei der echten negativen Schwankung nie gesehen habe. War die negative Schwankung noch während der Reizung theilweise oder ganz verschwunden, so zeigte sich bisweilen nach der Reizung eine negative Nachschwankung, die sich meist nicht ganz wieder ausglich, so dass der Nervenstrom dauernd etwas vermindert blieb. Derartige Erscheinungen zeigten sich auch bisweilen bei bereits wesentlicher Verstärkung der Reizströme. In der Regel aber behielt auch bei diesen die unipolare Schwankung unter entsprechender Zunahme ihrer Grösse einen ganz ähnlichen Charakter wie die echte negative Schwankung. Bei noch stärkeren Reizströmen verschwand dann bald die positive Nachschwankung. Die Abnahme der negativen Schwankung noch während der etwa 15″ dauernden Reizung zeigte sich auch hier bisweilen. Einmal ging dem starken negativen ein schwacher positiver Ausschlag voran.

Sehr auffallend aber war bei starker Reizung der folgende öfter beobachtete Verlauf der Schwankung: Dieselbe begann in gewöhnlicher Weise und der negativ abgelenkte Mangel verharrte einige Secunden in Ruhe oder ging auch wohl ein wenig nach dem Nullpunkte hin zurück. Plötzlich aber wurde er, als ob ein ganz neuer kräftiger Impuls ausgelöst würde, noch eine grosse Strecke im Sinne einer weiteren Abnahme des Nervenstromes abgelenkt. Nach Schluss der Reizung zeigte sich dann stets eine

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

dauernde, zuweilen gar nicht wieder abnehmende Schwächung des Nervenstromes. Noch auffallender war Folgendes: Nachdem der Magnet infolge der Reizung in einer bestimmten negativen Ablenkung zur Ruhe gekommen war, ging er nach Schluss der Reizung plötzlich noch 10 bis 20 Scalentheile im Sinne einer Abnahme des Nervenstromes weiter. Auch hieran schloss sich eine dauernde Schwächung des Nervenstromes. Dass endlich bei längerer starker Reizung der Nervenstrom umgekehrt werden und als ein atterminaler die Reizung sogar überdauern kann,[1] habe ich schon in der vorigen Mittheilung erwähnt, wie denn überhaupt die Schwankung des Nervenstromes bei unipolarer Reizung und starkem Strome bei gleicher Reizdauer viel grösser werden kann, als jemals die echte negative Schwankung.

Bei alledem handelt es sich stets um Reizungen mit abwechselnd gerichteten Strömen, wie sie ein Schlittenapparat ohne Helmholtz'sche oder analoge Vorrichtung gibt.

Diesen Erscheinungen ein noch eingehenderes Studium zu widmen, wäre verlorene Mühe. Aber einige Kenntniss derselben ist Jedem nothwendig, der die negative Schwankung selbst untersuchen oder diesbezügliche Untersuchungen Anderer richtig beurtheilen will.

Die Erklärung der zum Theil so auffallenden Erscheinungen liegt darin, dass nicht nur galvanische Ströme, sondern auch Inductionsströme die erregbare Substanz des Nerven an den Stellen, wo sie in dieselbe ein- oder austreten, sowohl während ihres Bestehens alteriren, als auch alterirt zurücklassen. Diese Alteration ist an den Eintrittstellen des Stromes eine andere als an den Austrittstellen und geht einher mit Änderungen des elektromotorischen Verhaltens, wie in einer späteren Mittheilung ausführlich zu erörtern sein wird.

Bedenkt man nun, dass bei den beschriebenen Versuchen bald auf- bald absteigende Ströme in raschem Wechsel durch die Bussolelectroden, besonders aber durch die Längsschnittelektrode fliessen, dass überdies die Schliessungsströme anders verlaufen als die Öffnungsströme und dass endlich die ganze

---

[1] Beispielsweise bei 20″ Reizdauer, 3 Grove, Rollenabstand 0, Reizstrecke 5 Mm., Bussolstrecke 5 Mm., Zwischenstrecke 20 Mm.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Bussolstrecke im Zustande rhythmischer Erregung ist, so begreift man schon hieraus die Vielgestaltigkeit der oben beschriebenen Erscheinungen. Es kommt aber noch hinzu, dass der Nerv nicht nur auf der Bussolstrecke direct gereizt wird, sondern dass überdies dicht unterhalb der gequetschten Stelle ebenfalls directe Reizung stattfinden kann, und die hier gesetzte Erregung bis zur Bussolstrecke sich fortpflanzt. Die Entstehungsbedingungen der unipolaren Schwankung des Nervenstromes sind also derart verwickelt, dass man sich nicht versucht fühlen kann, sich mehr, als unbedingt nöthig ist, mit diesem Phänomen zu beschäftigen.